VARIATION SAISONNIÈRE DE LA TAILLE DES OEUFS ET DE LA FÉCONDITÉ PAR ACTE DE PONTE DE *LIPOPHRYS PAVO* (TELEOSTEI, BLENNIIDAE) DANS UNE LAGUNE NORD-MÉDITERRANÉENNE (FRANCE, MAUGUIO)

par

François RUCHON, Thierry LAUGIER et Jean-Pierre QUIGNARD (1)

RÉSUMÉ. - Nous abordons dans cette étude certains aspects des stratégies et tactiques reproductrices d'une population de *Lipophrys pavo* d'une lagune du nord-ouest de la Méditerranée. Durant la saison de reproduction 1991 (avril à septembre), nous nous sommes intéressés aux femelles en distinguant les individus âgés d'un an ou moins (groupe I) des plus âgés (groupe II). Les distributions de fréquence de taille des ovocytes sont hétérogènes et montrent que la croissance de ces derniers est continue. La fécondité par acte de ponte augmente avec la masse et la taille des femelles. La corrélation entre ces grandeurs est meilleure dans le groupe I que dans le groupe II. Les fécondités relatives corporelle et ovarienne par acte de ponte du groupe I, à l'inverse du rapport gonadosomatique (RGS), sont supérieures à celles du groupe II. Il existe une corrélation positive entre la taille des oeufs et celle des femelles. Durant la saison de ponte, les fécondités relatives corporelle et ovarienne par acte de ponte ainsi que le volume d'ovocytes mûrs par gramme d'ovaire augmentent, surtout dans le groupe I, alors que la taille des ovocytes mûrs diminue dans les deux groupes. Ces résultats et leurs implications au niveau du cycle vital et des capacités adaptatives de ce poisson sont discutés.

ABSTRACT. - Seasonal variation in egg size and batch fecundity of *Lipophrys pavo* (Teleostei, Blenniidae) in a North-Mediterranean lagoon (France, Mauguio).

This paper describes an investigation into the reproductive strategies and tactics of a population of *Lipophrys pavo* from a lagoon of the French Mediterranean coast. Only the females are taken into consideration and the one year specimens (group I) are studied separately from the older (group II) during an entire spawning season (April to September 1991). The distribution of oocytes size frequency is heterogeneous and indicates that their growth is a continuous phenomenon. Batch fecundity is allometrically related to female length and weight. The correlation is significantly better in group I than in group II. Weight and ovarian specific batch fecundities are higher in group I, but GSR (gonadosomatic-ratio) is lower in this group. There is a positive relation between egg size and female length. During the spawning season, weight and ovarian specific batch fecundities and the volume of ripe eggs per gram of ovary increase, especially in group I, while egg size decreases in both groups. These results and their implications in life-history and adaptivness of this fish are discussed.

Mots-clés. - Blenniidae, *Lipophrys pavo*, MED, Gulf of Lion, Lagoon, Reproduction, Fecundity, Egg size.

La Blennie paon, *Lipophrys pavo* (Risso, 1810), est un petit poisson démersal dont la longueur totale ne dépasse pas 15 cm dans la lagune de Mauguio. Si, comme la plupart des 20 espèces de Blenniidae méditerranéennes, *L. pavo* a un habitat marin très littoral (Zander, 1972, 1986), elle est la seule à être abondante dans les lagunes péri-méditerranéennes peu profondes à salinité variable (Quignard et Zaouali, 1980, 1981), et

(1) Laboratoire d'Ichthyologie, Université de Montpellier II, Sciences et Techniques du Languedoc, Place Eugène Bataillon, F-34095 Montpellier Cedex 5, FRANCE.

en particulier dans le golfe du Lion (Quignard *et al.*, 1984). Elle serait absente du sud de la Tunisie à l'Egypte (Zander, 1986). Quel que soit le biotope qu'elle occupe, marin ou lagunaire, et la nature du substrat, meuble ou dur (Moosleitner, 1980), *L. pavo* ne dépasse qu'exceptionnellement un mètre de profondeur (Patzner, 1985; Koppel, 1988; Illitch et Kotrschal, 1990). Chez cette espèce, le dimorphisme sexuel est très accentué (Zander, 1975; Papaconstantinou, 1979). La femelle, pondeuse séquentielle (batch spawner), dépose ses oeufs dans un "nid" gardé par le mâle jusqu'à l'éclosion.

Il existe quelques travaux bien documentés sur la reproduction (Zander, 1972; Papitsch *et al.*, 1981; Westernhagen, 1983; Patzner, 1985; Podroschko et Patzner 1985) et le comportement de ce poisson (Fischelson, 1963; Patzner, 1985; Patzner *et al.*, 1986) mais peu sur les autres aspects de sa biologie.

Dans ce travail consacré uniquement aux femelles, après avoir déterminé la durée de la saison de reproduction, nous décrivons l'évolution de la répartition des ovocytes en fonction de leur taille afin de comprendre la dynamique de la croissance ovocytaire et de la ponte. Les variations de la taille des ovocytes mûrs, du RGS, des fécondités absolues et relatives par acte de ponte et du volume d'ovocytes mûrs par gramme d'ovaire sont présentées en fonction du temps et en distinguant deux groupes d'âge. De la même manière, nous avons tenté de mettre en évidence les relations entre les fécondités et la taille des ovocytes mûrs, la taille et la masse des poissons. Cette approche nous a permis de cerner certains traits des stratégies et tactiques reproductrices de *Lipophrys pavo* dans une lagune du nord-ouest de la Méditerranée (lagune de Mauguio).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Au cours de l'année 1991, un échantillonnage, au moins bi- hebdomadaire, a été réalisé à l'aide d'un filet fixe, la capéchade, sorte de grand verveux à maille de 4 à 10 mm (Quignard et Farrugio, 1981). Tous les individus récoltés ont été sexés et immédiatement congelés pour traitement ultérieur. De plus, nous avons effectué quelques observations en milieu naturel (prélèvements et observations de matériaux pouvant servir de nids) afin de détecter la présence de pontes. Après décongélation, la longueur totale (Lt) a été mesurée au millimètre près, la masse éviscérée (Mv) et celle des gonades (Mg) pesées au milligramme près.

D'après l'aspect macroscopique des ovaires (taille et couleur), nous avons sélectionné, par mois ou par quinzaine, deux femelles mûres par classe de taille de 1 mm dans la mesure du possible (Tableau I). Pour chacune de ces femelles, une gonade a été pesée puis placée dans du liquide de Gilson (Martoja et Martoja, 1967). Après dilacération, les ovocytes mûrs identifiables par leur taille et leur aspect légèrement jaunâtre et translucide ont été comptés sous la loupe binoculaire. Le nombre d'ovocytes a été rapporté à la masse des deux gonades afin de déterminer la fécondité absolue par acte de

Mois	Groupe I	Groupe II
Mars	0	0
Avril	2	9
Mai	51	30
Juin	65	40
Juillet	65	36
Août I (1-15)	45	12
Août II (16-31)	46	8
Septembre I (1-15)	6	3
Total	280	138

Tableau I. - Effectifs des échantillons de femelles mûres traitées de mars à septembre 1991. [*Number of mature females studied from March to September 1991.*]

ponte (F). L'autre gonade a été dilacérée immédiatement et le diamètre (D) d'une dizaine d'ovocytes mûrs a été mesuré à l'aide d'un micromètre (précision 1/50ème de mm).

Deux groupes de femelles ont été définis d'après les distributions mensuelles des tailles des individus (Fig. 1). Le groupe I est composé des femelles I^+ recrutées en automne 1990 et ayant passé un hiver (Lt ≤ 75 mm), et le groupe II, nettement distinct du précédent, comprend des femelles plus âgées (II^+, III^+) ayant passé plus d'un hiver (Lt > 75 mm). Cela permet de distinguer les femelles qui pondent pour la première fois (groupe I) des femelles qui se sont déjà reproduites au moins une saison (groupe II).

Des distributions de fréquence de taille des ovocytes ont été réalisées à partir de sous-échantillons de femelles respectant la répartition staturale des échantillons initiaux (Tableau II), pour les périodes de préponte, de ponte et de postponte. Après mesure, dissection et pesée de chaque femelle, un ovaire de masse connue a été placé dans du liquide de Gilson puis secoué et dilacéré pour libérer les ovocytes. Après répartition dans une cuve de Dollfus, nous avons dénombré ces ovocytes par classe de diamètre de 50 microns sous la loupe binoculaire. Pour cela nous avons utilisé une série de cercles calibrés représentés sur une feuille. La mesure s'effectue en superposant l'image de l'ovocyte et celle du cercle approprié à l'aide d'une chambre claire. Les effectifs des différentes classes de taille ont été rapportés à la masse totale des gonades.

A partir des données obtenues, nous avons calculé : la fécondité relative ovarienne par acte de ponte (Fro) = 1000 F/Mg (nombre d'ovocytes mûrs par grammes de gonades); la fécondité relative corporelle par acte de ponte (Frc) = 1000 F/Mv (nombre d'ovocytes mûrs par gramme de femelle éviscérée); le rapport gonadosomatique (RGS) =

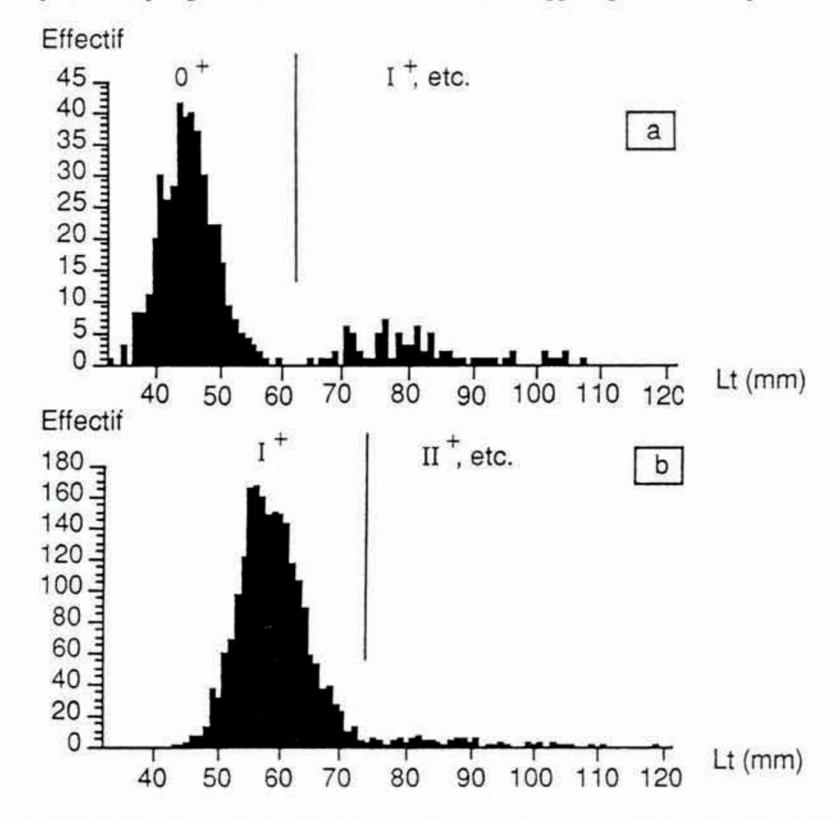


Fig. 1. - Distribution des tailles des femelles pour les mois de septembre 1990 (a) et juin 1991 (b). [*Length distribution of females in September 1990 (a) and June 1991 (b).*]

Tableau II. - Effectifs des femelles mûres et non mûres utilisées pour les distributions de taille des ovocytes. [*Numbers of mature and non mature females used to obtain oocyte size distribution.*]

Préponte	Ponte				Postponte
mars	avril	mai	juin	août I	septembre
5	10	15	19	13	7

100 Mg/ Mv (pourcentage de la masse des gonades par rapport à la masse éviscérée); le volume (mm^3) d'ovocytes mûrs par gramme de gonade (Vro) = Fro $1/6\ \pi\ D^3$, les ovocytes étant toujours considérés comme sphériques.

Les différents traitements statistiques (régressions de y en x, ANOVA, test z, ...) ont été réalisés à l'aide du logiciel Statview 512^+.

RÉSULTATS

Période de ponte

D'après l'évolution du RGS (Fig. 2) de la population, on peut admettre que dans la lagune de Mauguio *Lipophrys pavo* pond principalement du début mai à la mi-août. On trouve cependant des femelles mûres à partir d'avril et jusqu'en septembre. De plus, des observations de terrain ont révélé la présence de nids contenant des oeufs du mois d'avril au mois de septembre 1991.

Structure de la population ovocytaire

Quelle que soit la taille de la femelle et la période de la saison de ponte l'allure des distributions du nombre des ovocytes en fonction de leur taille (Fig. 3) permet de distinguer quatre classes chez les femelles mûres. Une classe C1 composée de cellules de taille inférieure à 0,15 mm (dont l'importance numérique rend impossible un dénombrement précis) qui correspondent au stades I (< 30 µm; oogonia), au stade II (< 100 µm; oocyte; already surrounded by a thin layer of follicular epithelium) et au stade III (< 140 µm; oocyte; cytoplasm appears much lighter, no structure is visible in the cytoplasm) de Patzner (1983). La classe C2 qui forme un ensemble dénombrable d'ovocytes compris entre 0,15 mm et 0,6 mm environ qui correspondent aux stades IV (< 230 µm; a few vacuoles can be seen within the cytoplasm) et V (< 400 µm; the cytoplasm is nearly filled with cortical alveoli) de Patzner (1983). La classe C3 (ovocytes compris entre 0,6 mm et 1,2 mm environ, stade VI (< 800 µm; cytoplasm is completely filled with yolk granules) de Patzner (1983) forme un ensemble gaussien bien distinct de la classe C2. Enfin la classe C4 (distribution gaussienne) est constituée d'ovocytes mûrs de grande taille (environ 1 mm) et bien distincts par la couleur; elle correspond au stade VII de Patzner (1983) (about 1200 µm; ripe eggs; cytoplasm is completely filled with large yolk platelets).

La classe C1 paraît numériquement stable sur toute l'année. En revanche, les classes C2, C3 et C4 présentent des variations numériques qui reflètent la dynamique du recrutement ovocytaire en cascade de C1 à C4 (Fig. 4, Tableau III). Un peu avant et au début de la saison de ponte, on note une augmentation du nombre des ovocytes C2 et C3. Par la suite, les effectifs des classes C2 et C4 s'accroîssent jusqu'en août alors que celui de la classe intermédiaire C3 diminue. Après l'arrêt définitif de la ponte, quelques femelles présentent des ovocytes C4 en atrésie (aspect fripé et jaunâtre) et, dès la seconde quinzaine de septembre, seules les cellules sexuelles de la classe C1 sont présentes dans les ovaires.

Si l'on prend en compte le volume (calculé à partir des effectifs) occupé par les différentes classes d'ovocytes (Fig. 5, Tableau III), l'image obtenue est très différente de

celle qui est donnée par les effectifs. Les ovocytes mûrs C4 peuvent, en effet, représenter jusqu'à environ 70% du volume total des ovocytes. Au cours de la saison de ponte, les volumes des classes C2, C3 et C4 ont une évolution semblable à celle des effectifs (Fig. 6).

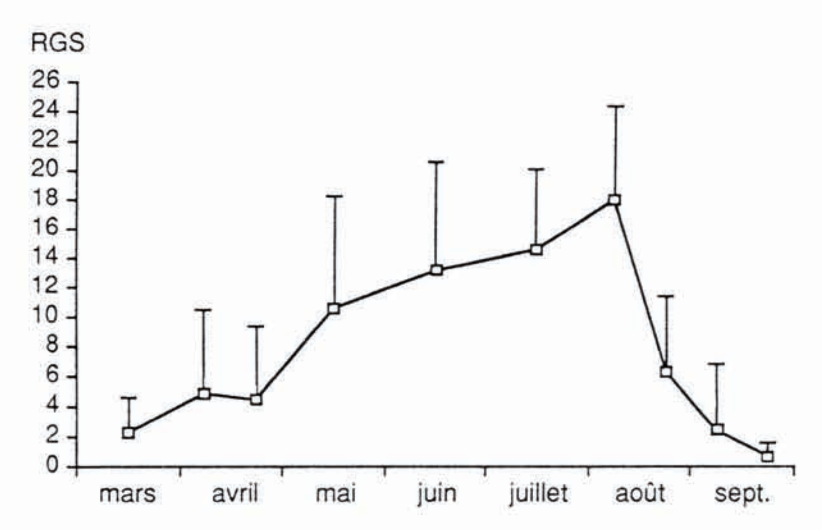


Fig. 2. - Variation mensuelle du RGS de la population de femelles de mars à septembre 1991. Les barres verticales représentent l'écart-type supérieur. [*Monthly variation in GSR of the female population from March to September 1991. Vertical bars represent superior standard deviation.*]

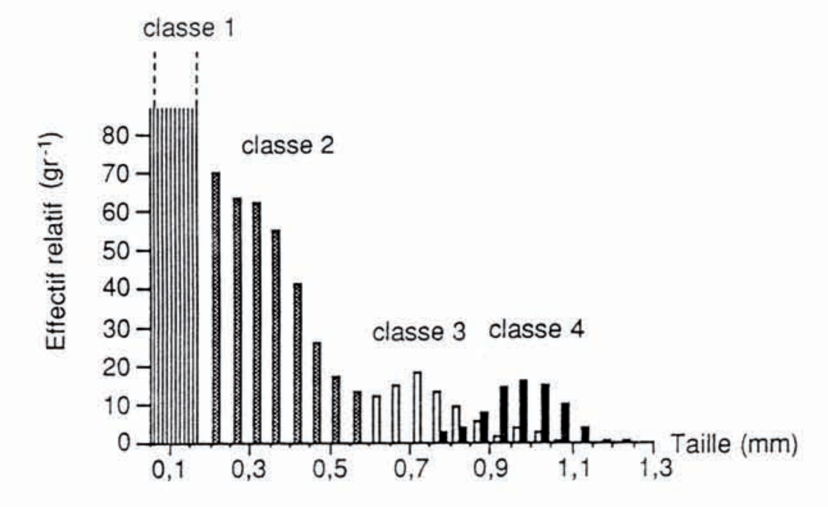


Fig. 3. - Exemple de distribution des effectifs relatifs des ovocytes en fonction de leur taille (par gramme de masse corporelle) dans un ovaire d'une femelle mûre (juin, Lt = 77 mm). [*Distribution example of the specific number of the oocytes according to their size (per gram of body weight) in the ovary of a ripe female (June, Lt = 77 mm).*]

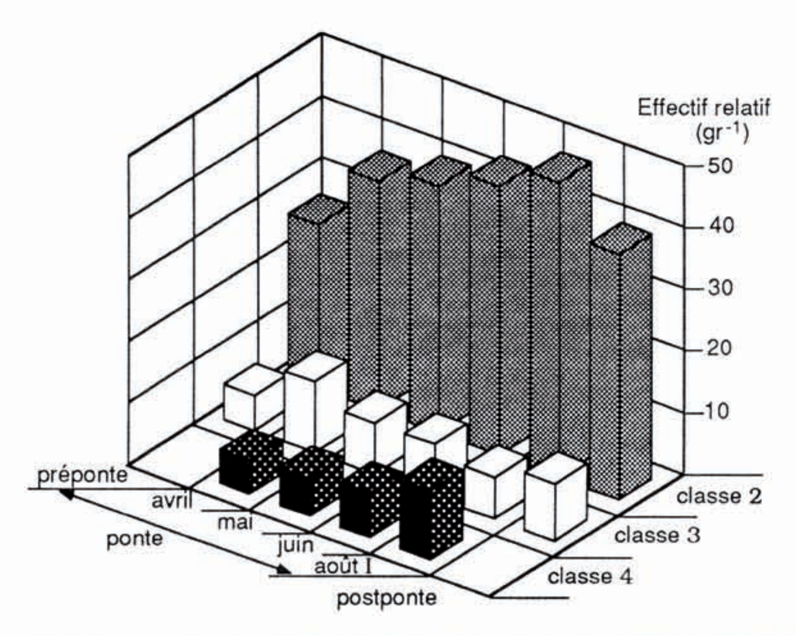


Fig. 4. - Variation saisonnière des effectifs relatifs des classes ovocytaires C2, C3 et C4 (nombre de cellules par gramme de masse corporelle). [*Seasonal variation in relative sizes of oocyte classes C2, C3 and C4 (number of cells per gram of body weight).*]

Tableau III. - Effectifs relatifs (moyenne, écart-type et volume correspondant (mm^3gr^{-1}) entre parenthèses) des classes ovocytaires C2, C3 et C4 (nombre de cellules par gramme de masse corporelle). [*Relative sizes (mean, standard deviation and corresponding volumes (mm^3gr^{-1}) into brackets) of oocyte classes C2, C3 and C4 (number of cells per gram of body weight).*]

	Classe 2		Classe 3		Classe 4	
Préponte	26,6 ± 8,2	(5,7)	5,5 ± 4,6	(12,2)		
Avril	36,7 ± 2,4	(6,8)	11,2 ± 4,5	(21,4)	5,3 ± 0,9	(31,3)
Mai	39,9 ± 9,7	(7,3)	8,1 ± 4,0	(16,2)	6,1 ± 2,6	(32,4)
Juin	43,4 ± 8,5	(8,9)	8,4 ± 3,4	(15,7)	7,2 ± 2,4	(34,3)
Août	47,6 ± 11,1	(10,1)	6,7 ± 3,3	(7,9)	11,2 ± 2,9	(40,5)
Postponte	39,8 ± 22,4	(6,5)	9,0 ± 3,8	(13,6)		

Taille des ovocytes

La taille (plus grand diamètre ou volume) des ovocytes mûrs C4 est un peu plus grande (Fig. 7) dans le groupe II que dans le groupe I (ANOVA: $F_{1,329} = 18,5$; $p < 1\ 10^{-4}$). Ces différences, importantes en mai, s'amenuisent par la suite. A partir d'août, elles ne sont plus statistiquement significatives (test Z, $p < 0,05$). De plus, la taille des ovocytes mûrs diminue au cours de la saison de ponte d'environ 16% pour le groupe II contre seulement 12% pour le groupe I. Cette chute est dans les deux cas statistiquement significative (ANOVA: groupe I : $F_{7,256} = 72,3$; $p < 1\ 10^{-4}$; groupe II: $F_{7,87} = 11,1$; $p < 1\ 10^{-4}$). Pourtant dès juillet, le phénomène se ralentit fortement et même la taille des ovocytes se stabilise.

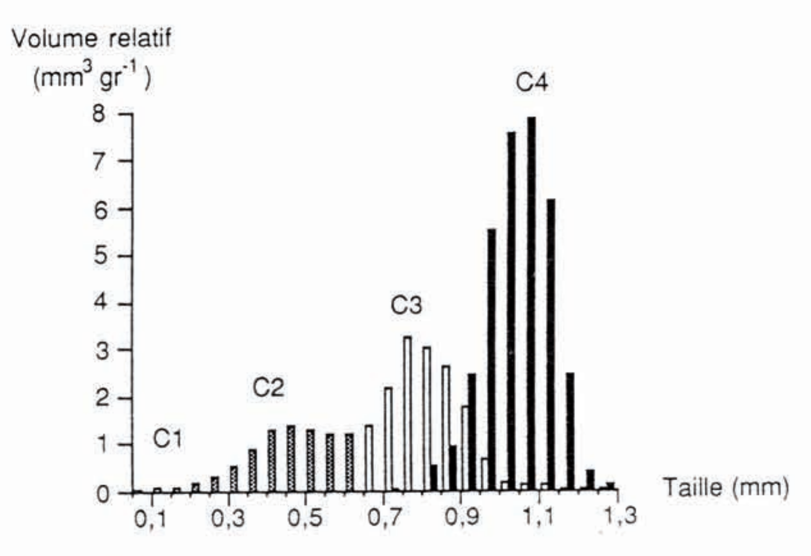


Fig. 5. - Exemple de distribution du volume occupé par les ovocytes en fonction de leur taille (par gramme de masse corporelle) dans un ovaire d'une femelle mûre (juin, Lt = 77 mm). [*Distribution example of the volume occupied by the oocytes according to their size (per gram of body weight) in the ovary of a ripe female (June, Lt = 77 mm).*]

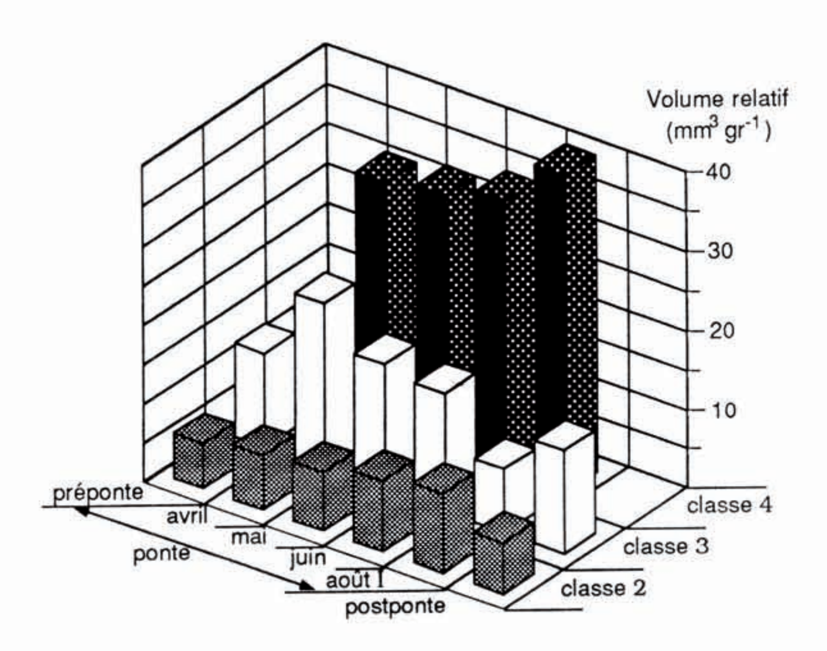


Fig. 6. - Variation saisonnière des volumes relatifs des classes ovocytaires C2, C3 et C4 (mm^3 par gramme de masse corporelle). [*Seasonal variation in relative volume of oocyte classes C2, C3 and C4 (mm^3 per gram of body weight).*]

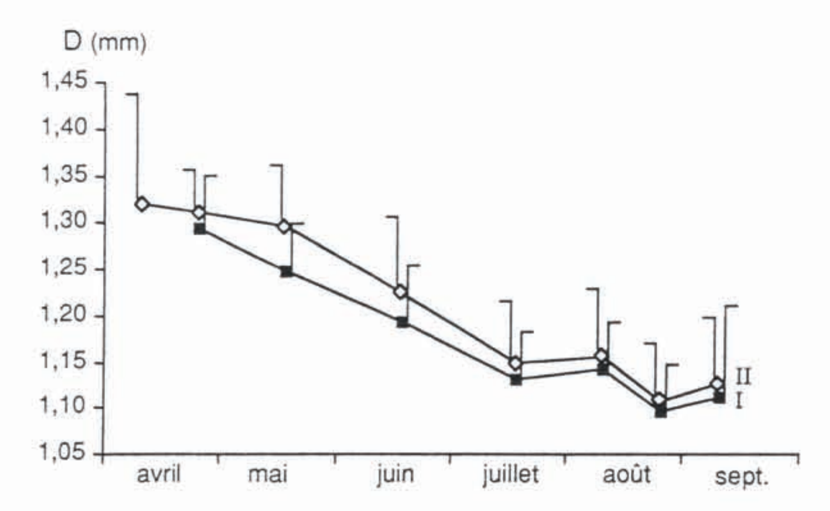


Fig. 7. - Variation mensuelle du diamètre des ovocytes mûrs (D) d'avril à la première quinzaine de septembre pour les groupes I (■) et II (◆). Les barres verticales représentent l'écart-type supérieur. [*Monthly variation in egg size (D) from April to half September for group I (■) and II (◆). Vertical bars represent superior standard deviation.*]

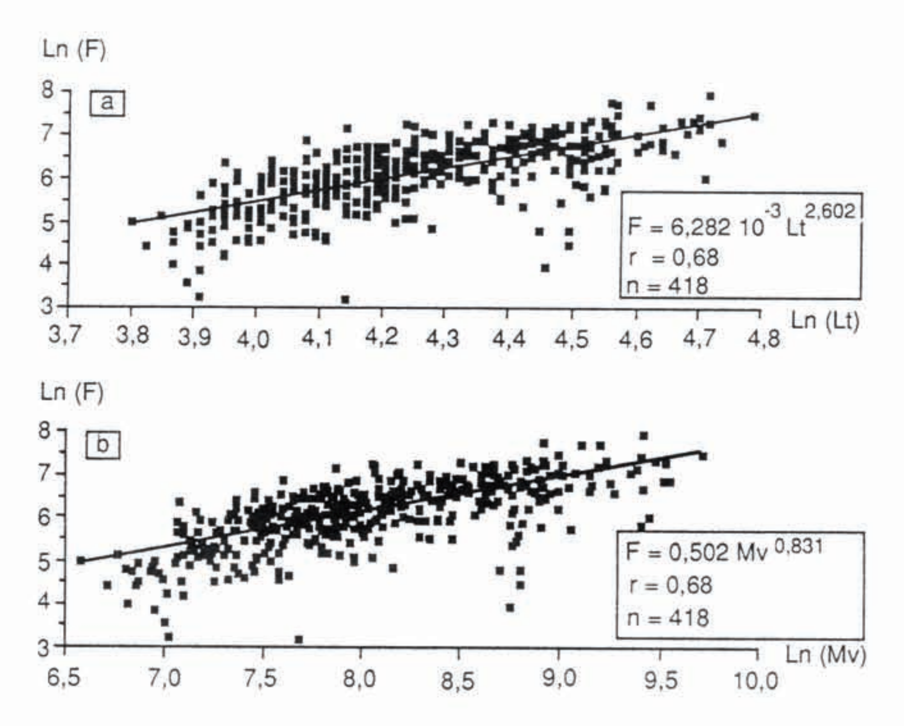


Fig. 8. - Relations entre la taille (Lt mm) et la fécondité par acte de ponte (a) et entre la masse (Mv mg) et la fécondité par acte de ponte (b) pour l'ensemble des femelles mûres durant la période de reproduction. [*Relationships between length (Lt mm) and batch fecundity (a) and between weight (Mv mg) and batch fecundity (b) for all the mature females during the spawning season.*]

Fécondité

Fécondité absolue par acte de ponte

Sur l'ensemble de la saison de ponte, la fécondité absolue par acte de ponte (F) est corrélée positivement avec aussi bien la longueur totale Lt (Fig. 8a) du poisson qu'avec sa masse éviscérée Mv (Fig. 8b). Entre les limites de taille (Lt: 44-118 mm) et de masse (Mv: 689-15786 mg) des femelles de l'échantillon étudié, la fécondité absolue (min = 118; max = 2430) présente une allométrie minorante.

Si l'on considère l'évolution mensuelle de la relation F = f (Lt) au cours de la saison de ponte (Tableau IV), on peut distinguer quatre périodes. Avril: allométrie minorante, corrélation médiocre, échantillon composé essentiellement d'individus du groupe II; mai, juin: allométrie majorante, bonne corrélation, échantillon composé de femelles des groupes I et II; juillet, première quinzaine d'août: allométrie minorante, corrélation médiocres, échantillon composé de femelles des groupes I et II; seconde quinzaine d'août et septembre: allométrie très minorante, très mauvaise corrélation, échantillon composé de femelles des groupes I et II.

Mois	Equations	r
Avril	$F = 12,530\ Lt - 5444$	0,53
	$F = 3,441\ 10^{-3}\ Lt^{2,678}$	0,67
Mai	$F = 17,768\ Lt - 835$	0,81
	$F = 0,471\ 10^{-3}\ Lt^{3,162}$	0,81
Juin	$F = 16,873\ Lt - 759$	0,79
	$F = 0,793\ 10^{-3}\ Lt^{3,042}$	0,83
Juillet	$F = 17,817\ Lt - 654$	0,62
	$F = 37,328\ 10^{-3}\ Lt^{2,237}$	0,69
Août I	$F = 17,314\ Lt - 579$	0,64
	$F = 11,311\ 10^{-3}\ Lt^{2,558}$	070
Août II	$F = 6,820\ Lt - 33$	0,24
	$F = 5048,039\ 10^{-3}\ Lt^{1,017}$	0,19

Tableau IV. - Equations et coefficients de corrélation (r) des régressions mensuelles F = f (Lt en mm) pour les deux groupes confondus. [*Equations and correlation coefficients (r) of monthly regressions F = f (Lt in mm) for the two groups confounded.*]

Tableau V. - Equations et coefficients de corrélation (r) des régressions mensuelles F = f (Lt en mm) pour les groupes I et II. [*Equations and correlation coefficients (r) of monthly regressions F = f (Lt in mm) for group I and II.*]

Groupes	Mois	Equations	r
I	mai	$F = 0,044\ 10^{-3}\ Lt^{3,760}$	0,64
	juin	$F = 0,059\ 10^{-3}\ Lt^{3,684}$	0,75
	juillet	$F = 0,867\ 10^{-3}\ Lt^{3,158}$	0,68
	août I	$F = 0,367\ 10^{-3}\ Lt^{3,390}$	0,70
II	mai	$F = 13,912\ 10^{-3}\ Lt^{2,403}$	0,41
	juin	$F = 1,493\ 10^{-3}\ Lt^{2,891}$	0,49
	juillet	$F = 7791,240\ 10^{-3}\ Lt^{1,043}$	0,19
	août I	$F = 10094,503\ 10^{-3}\ Lt^{0,98}$	0,26

Si l'on étudie séparément les deux groupes d'âge (Tableau V; Fig. 9), pour les femelles du groupe I, de mai à la première quinzaine d'août, l'augmentation de la fécondité par rapport à la longueur est majorante et la corrélation est bonne. En revanche, pour les femelles du groupes II, elle est minorante et la corrélation entre les deux variables Lt et F est mauvaise. Il existe donc des différences entre les individus qui appartiennent à des groupes d'âge différents. A partir de la seconde quinzaine d'août, il n'existe plus de relation entre la fécondité et la taille de *Lipophrys pavo* quel que soit le groupe d'âge.

Fécondité relative ovarienne par acte de ponte

La fécondité relative ovarienne par acte de ponte (Fro) des femelles du groupe I est durant toute la saison de ponte plus élevée que celle des femelles du groupe II (ANOVA: F1,399 = 21,8, 1 10-4) qu'elle peut dépasser de 50 % (Fig. 10). Cette fécondité augmente dans les deux groupes entre mai et juillet puis se maintient jusqu'à la première quinzaine d'août.

Dans chacun des deux groupes d'âge, la fécondité relative ovarienne est inversement proportionnelle à la taille des ovocytes, la diminution de celle-ci (Fro) étant plus importante chez les jeunes femelles (groupe I) que chez les plus âgées (groupe II) (Fig. 11). De plus, pour des ovocytes de même taille, les femelles du groupe I ont une plus forte fécondité relative ovarienne (Fig. 11) que celles du groupe II.

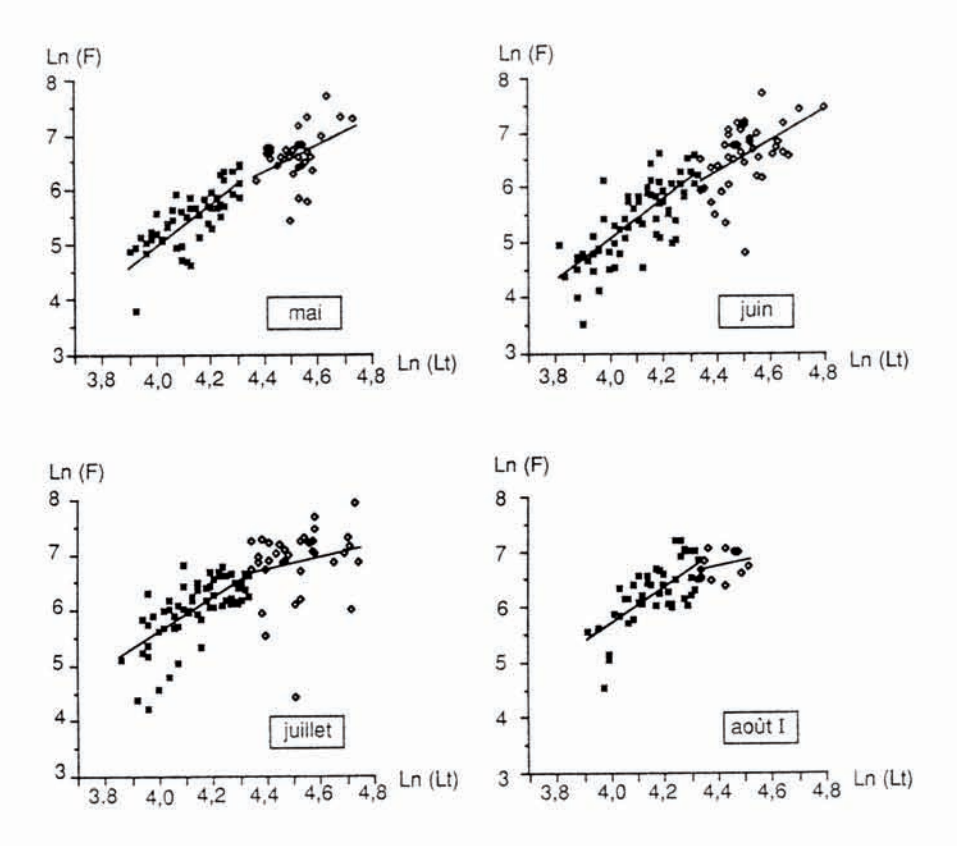


Fig. 9. - Relations mensuelles entre la fécondité par acte de ponte et la taille (Lt mm) ($F = a\ Lt^b$) pour les groupes I (■) et II (◆) considérés séparément. [*Monthly relationships between length (Lt mm) and batch fecundity ($F = a\ Lt^b$) for group I (■) and II (◆) separately.*]

Fécondité relative corporelle par acte de ponte

La fécondité relative corporelle par acte de ponte (Frc), très proche pour les deux groupes d'âge, reste stable jusqu'en juin (Fig. 12). Puis, elle augmente jusqu'à la mi-août. Le phénomène est plus accentué pour le groupe I que pour le groupe II, les facteurs multiplicateurs entre ces deux dates étant respectivement de 1,8 contre 1,3. A partir de la mi-août, la fécondité relative corporelle par acte de ponte diminue.

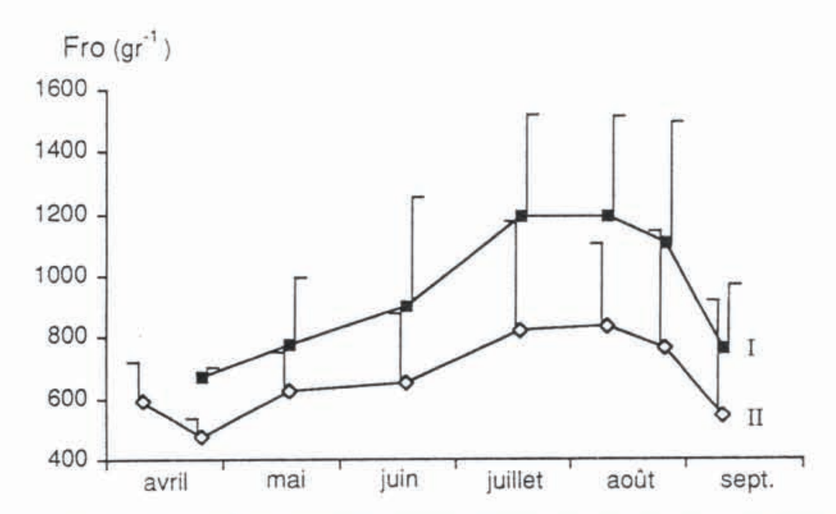


Fig. 10. - Variation mensuelle de la fécondité relative ovarienne par acte de ponte (Fro) d'avril à la première quinzaine de septembre pour les groupes I (■) et II (◆). Les barres verticales représentent l'écart-type supérieur. [*Monthly variation in ovarian weight specific batch fecundity (Fro) from April to half September for group I (■) and II (◆). Vertical bars represent superior standard deviation.*]

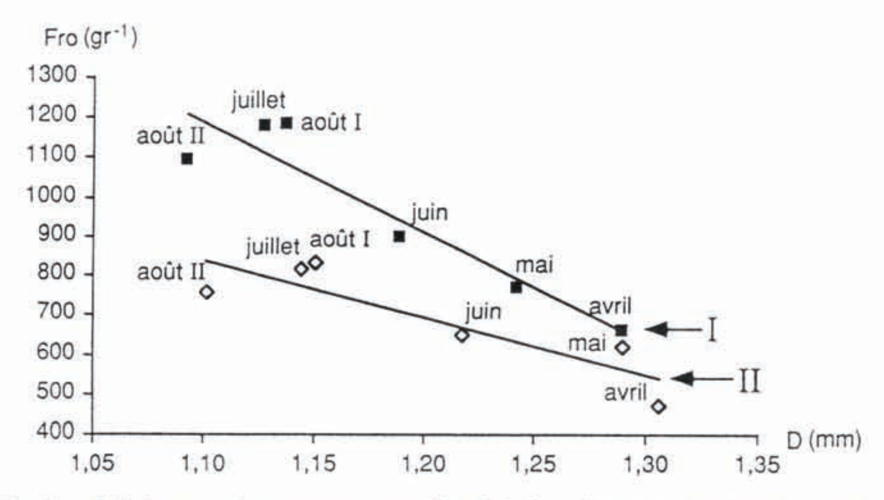


Fig. 11. - Relations entre les moyennes mensuelles de la fécondité relative ovarienne par acte de ponte (Fro) et le diamètre des ovocytes mûrs (D) pour les groupes I (■) et II (◆) considérés séparément. [*Relationships between monthly means of ovarian weight specific batch fecundity (Fro) and egg size (D) for group I (■) and II (◆) during the breeding period.*]

RGS des femelles mûres

Le RGS des femelles du groupe II (Fig. 13) est supérieur à celui des femelles du groupe I entre avril et la première quinzaine d'août. Pourtant, la différence n'est statistiquement significative qu'en mai et juin (test Z; $p < 0,05$). Le RGS des femelles du groupe I augmente à partir de juin et rejoint celui des femelles du groupe II au cours de la première quinzaine d'août, période à partir de laquelle on note une inversion des valeurs alors que la saison de ponte se termine.

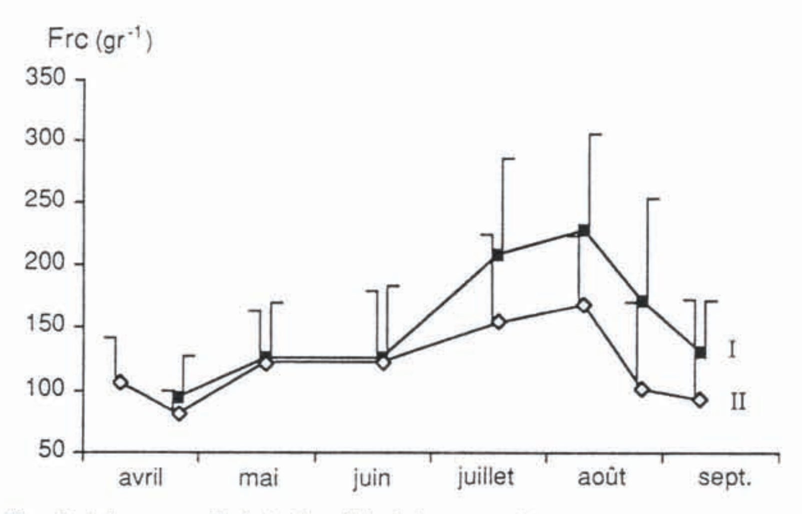


Fig. 12. - Variation mensuelle de la fécondité relative corporelle par acte de ponte (Frc) d'avril à la première quinzaine de septembre pour les groupes I (■) et II (◆). Les barres verticales représentent l'écart-type supérieur. [*Monthly variation in weight specific batch fecundity (Frc) from April to half September for group I (■) and II (◆). Vertical bars represent superior standard deviation.*]

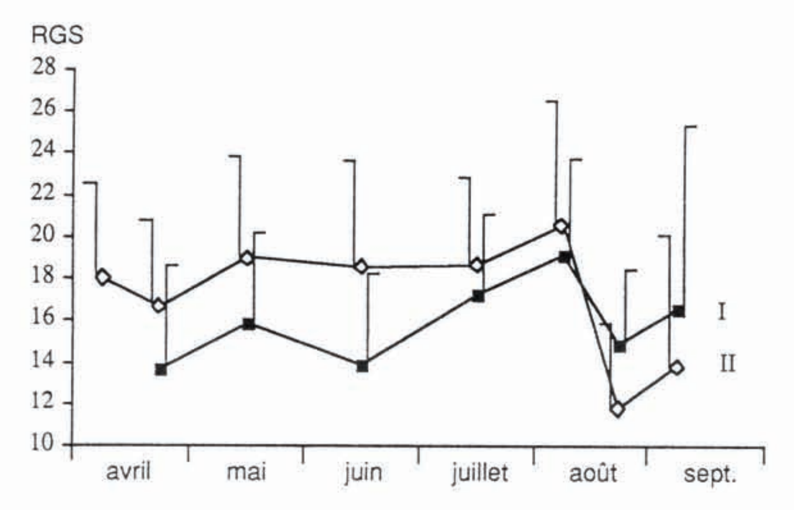


Fig. 13. - Variation mensuelle du RGS d'avril à la première quinzaine de septembre pour les groupes I (■) et II (◆). Les barres verticales représentent l'écart-type supérieur. [*Monthly variation in GSR from April to half September for group I (■) and II (◆). Vertical bars represent superior standard deviation.*]

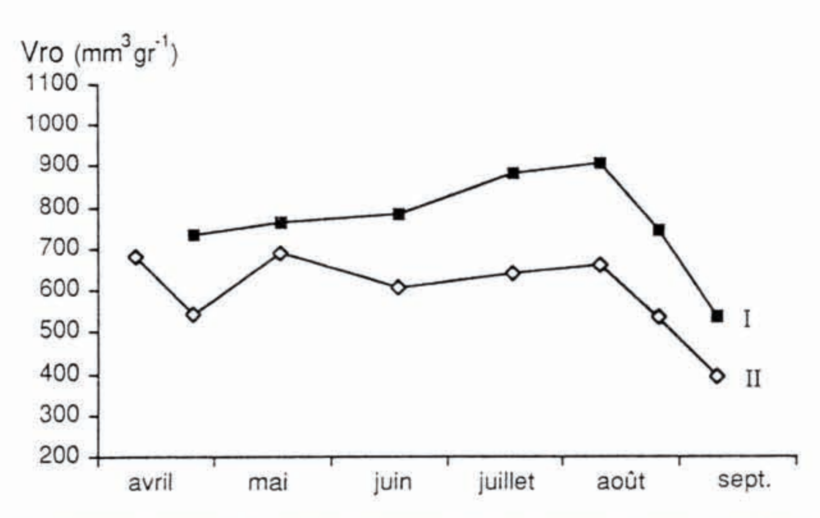


Fig. 14. - Variation mensuelle du volume d'ovocytes mûrs par gramme d'ovaire (Vro) d'avril à la première quinzaine de septembre pour les groupes I (■) et II (◆). [*Monthly variation in the volume of ripe eggs per gram of ovary (Vro) from April to half September for group I* (■) and II (◆).]

Volume d'ovocyte mûr par gramme d'ovaire

Chez *Lipophrys pavo*, le volume des ovocytes mûrs par unité de masse gonadique est, durant toute la saison de ponte mais surtout après mai, plus important chez les femelles du groupe I que chez celles du groupe II (Fig. 14). En juillet et août, le facteur multiplicateur est de 1,4 environ. De plus, chez les femelles du groupe I, il tend à augmenter jusqu'en août où il est 1,3 fois supérieur à celui d'avril. En revanche, chez les femelles plus âgées (groupe II), il semble stagner ou diminuer de mai à août.

DISCUSSION

Lipophrys pavo pratiquant un système de ponte fractionnée (batch spawner), la fécondité individuelle par saison de ponte est très difficile à évaluer (Weddle et Burr, 1991). A la différence de Patzner (1985), il nous semble impossible d'admettre d'emblée que celle-ci soit représentée par deux fois le nombre d'ovocytes de plus de 100 mm présents au milieu de la saison de ponte. En effet, d'après nos observations, toutes les classes de taille (C1 à C4) sont présentes durant toute cette saison et même la classe C2 augmente au cours de celle-ci, ce qui implique un recrutement permanent et croissant de ces ovocytes (Fox, 1978) et non la présence, en début de saison, d'un stock ovocytaire unique, fini, destiné à mûrir. En effet, si tel était le cas, les ovocytes précédant le stade de maturité (C4) devraient disparaître progressivement ce que ne traduisent pas les distributions mensuelles des effectifs des classes ovocytaires (Fig. 4) même si les ovocytes C3 deviennent relativement moins nombreux. Nous avons donc seulement estimé la fécondité absolue (F) "potentielle par acte de ponte" en dénombrant les ovocytes mûrs C4 présents dans l'ovaire à un moment donné et susceptibles d'être émis au prochain acte de ponte. Cette approche sous-estime certainement les possibilités du poisson, celui-ci ayant pu pondre une certaine quantité d'oeufs avant sa capture comme l'évoque Mann (1980) dans le cas de *Gobio gobio*. Cette fécondité absolue par acte de ponte est assez bien corrélée avec la longueur mais pas mieux avec la masse, à la différence de ce qui est observé chez d'autres poissons (Clarke, 1987; De Martini, 1991). L'augmentation de la fécondité avec la longueur de *L. pavo* suit une loi allométrique minorante comme le suggèrent Blueweiss *et al.* (1978) et Duarte et Alcaraz (1989) pour les poissons en général. Chez *L. pavo*

l'intensité de la liaison "fécondité - taille ou masse" diminue nettement à partir de la mi-août. Ceci traduit simplement une certaine variabilité au moment où la phase d'arrêt de la ponte s'amorce. La grande dispersion, sur toute la saison de ponte, des points "fécondité - taille ou masse" dans le groupe II est peut-être le reflet d'une hétérogénéité due à la présence d'individus d'âges différents et ayant des capacités reproductrices inégales.

La fécondité relative ovarienne par acte de ponte (Fro) traduit l'efficacité intrinsèque de l'ovaire pour la production d'ovocytes mûrs. Elle est supérieure chez les femelles du groupe I. La différence de taille des ovocytes mûrs, ceux du groupe I étant plus petits que ceux du groupe II, n'est pas suffisante pour expliquer cette disparité, puisqu'à taille ovocytaire égale la fécondité relative ovarienne du groupe I est supérieure à celle du groupe II. On doit donc admettre qu'une femelle du groupe II présente par gramme d'ovaire une proportion de tissus somatiques et de cellules sexuelles non mûres plus importante qu'une femelle du groupe I. En conséquence, le RGS, plus élevé chez les femelles du groupe II, ne traduit pas un niveau de fécondité par acte de ponte supérieur, à la différence de ce qui est souvent admis (Vollestad et L'Abée-Lund, 1990). Donc, l'évolution de la fécondité relative corporelle par acte de ponte ne peut être reflétée par le RGS sans prendre en compte la valeur de la fécondité relative ovarienne par acte de ponte.

La fécondité relative ovarienne par acte de ponte (Fro), la fécondité relative corporelle par acte de ponte (Frc) ainsi que le volume d'ovocyte mûr par gramme d'ovaire (Vro) augmentent, surtout dans le groupe I, au cours de la saison de ponte jusqu'à la mi-août, date à partir de laquelle les processus de fin de ponte s'amorcent. Une telle évolution est rendue volumétriquement possible par la diminution progressive et presque concomitante de la taille des ovocytes mûrs (C4) et du volume total des ovocytes de la classe C3. Les facteurs permettant ou engendrant ces modifications des fécondités relatives par acte de ponte et du volume d'ovocyte mûr par gramme d'ovaire (Vro) sont certainement, en grande partie, d'ordres tropho-physiologiques (Hester, 1964; Bagenal, 1969; Wootton, 1973, 1984). Mais un autre facteur, indépendant de la physiologie des femelles, peut influencer ces modifications. Il s'agirait de la limitation des possibilités d'oviposition par suite d'une pénurie de surfaces nidifiables dans la lagune de Mauguio. Un tel phénomène a déjà été signalé chez *Atherina presbyter* et *Pomatoschistus minutus* respectivement par Henderson *et al.* (1984) et Nellbring (1986). Cette situation, en s'aggravant au cours de la saison de ponte sous l'effet de la saturation progressive des nids en oeufs, déterminerait un allongement de la durée de rétention des ovocytes C4 et une accumulation de ceux-ci dans l'ovaire. Une telle hypothèse reste évidemment à tester en comparant en aquarium des fécondités obtenues lorsque les surfaces nidaires disponibles sont très importantes ou, au contraire, lorsqu'elles sont très réduites.

Quoique le volume d'ovocyte mûr par gramme d'ovaire (Vro) soit plus important chez les individus du groupe I que chez ceux du groupe II, la taille des ovocytes mûrs C4 est supérieure chez ces derniers. Ceci est directement lié à la différence de taille des individus de chacun de ces groupes, comme cela a souvent été décrit chez d'autres espèces (Blueweiss *et al.*, 1978, Coates; 1988; Duarte et Alcaraz, 1989; De Martini, 1991). Pourtant, une telle variation de la taille des ovocytes mûrs en fonction de la longueur ou de l'âge des femelles n'est pas un fait toujours vérifié (Bagenal et Braum, 1971; Hislop, 1984; Miller, 1984; Rimmer, 1985; Vollestad et L'Abée-Lund, 1990).

Au cours de la saison de ponte, nous avons mis en évidence une diminution de la taille des ovocytes mûrs (C4). De plus, les ovocytes des femelles des groupes I et II tendent vers une taille minimale commune. Cette taille minimale peut être interprétée comme étant celle qui est encore compatible avec la production de larves viables (Duarte et Alcaraz, 1989). La diminution de la taille des oeufs, donc des larves (Dahl, 1918, 1919; Wootton, 1984), au cours de la saison de ponte est certainement une réponse adaptative aux modifications des conditions environnementales abiotiques (Ware, 1975; Wallace et Aasford, 1984; Markle et Frost; 1985; Clarke, 1989), des relations proies-prédateurs et de

la nourriture disponible tant sur le plan qualitatif que quantitatif (Hislop *et al.*, 1978; Rogers, 1989).

Une augmentation de la fécondité relative par acte de ponte accompagnée d'une diminution de la taille des ovocytes mûrs au cours de la saison de ponte est relativement exceptionnelle chez les poissons nidifiants (Svardson, 1949; Healey, 1971; Miller, 1984; Rogers, 1989). En revanche, ceci semble assez général chez les pondeurs d'oeufs pélagiques (Bagenal, 1971; Ware, 1975, 1977 ; Blaxter et Hunter, 1982; Hislop, 1984; Markle et Frost, 1985; Clarke, 1989; Vollestad et L'Abée-Lund, 1990; De Martini, 1991). En ce qui concerne *Lipophrys pavo*, on peut admettre que dans la lagune de Mauguio fournir, en début de saison alors que les eaux sont relativement froides (10 à 12°C environ) et pauvres en aliments, de gros oeufs peu nombreux est une bonne stratégie. En effet, dans ces conditions, la lenteur du développement embryonnaire (Ware, 1975; Duarte et Alcaraz, 1989) permet d'attendre une amélioration des conditions environnementales avant l'éclosion. L'influence de la taille des oeufs dans le déterminisme de celle des larves et du volume du sac vitellin de celles-ci est un fait bien établi (Blaxter et Hempel, 1963; Ware, 1975; Reay, 1984; Wallace et Aasford, 1984). On peut alors admettre que les larves qui vont éclore au début de la saison auront assez d'autonomie énergétique pour supporter un jeûne momentané (Duarte et Alcaraz, 1989) et qu'elles auront une taille suffisante (Hislop, 1984) pour se nourrir d'un plancton encore hivernal composé d'espèces relativement grandes (Margalef, 1958; Bougis, 1974). Enfin, la faible densité larvaire, en limitant la concurrence trophique et la prédation, augmente leurs chances de survie (Mc Gurh, 1986). La production, en plein été, de petits oeufs nombreux et à développement rapide (température élevée) permet à certaines pontes d'échapper à l'impact destructeur des crises anoxiques ou dystrophiques, fréquentes en juillet et en août dans cette lagune. Elle fournit aussi de nombreuses larves pélagiques pouvant être dispersées sur une vaste surface dont certains secteurs peuvent rester propices à la survie larvaire. De plus, la petite taille des ovocytes C4 permet aux femelles d'augmenter leur possibilités d'oviposition à une période où les espaces nidaires libres pour pondre sont rares.

Dans la lagune de Mauguio, la période de reproduction s'étend de la fin mars à la fin août ou au début septembre. On note la même tendance sur les côtes d'Israël (Fischelson, 1963). En revanche, dans l'Adriatique nord, la ponte est plus tardive (juin) et sa durée nettement plus courte: 2,5 mois (Patzner, 1983). Cette différence est à mettre en relation avec les conditions climatiques particulièrement rudes de la région de Trieste. *Lipophrys pavo* tend à augmenter sa fécondité totale par un allongement de la durée de sa saison de reproduction chaque fois que les conditions climatiques le permettent. Cette tendance n'est pas uniquement le fait de *L. pavo*, elle se vérifie chez beaucoup de poissons (Miller, 1984) vivant dans des milieux contraignants et instables (lagunes, frange marine littorale très peu profonde, ...).

CONCLUSION

Lipophrys pavo est la seule Blennie "commune" dans les lagunes du golfe du Lion. Son importance et sa place dans ces écosystèmes sont encore peu connues. Dans la lagune de Mauguio, milieu instable et contraignant, *L. pavo*, en favorisant l'un ou l'autre des termes du couple "taille des oeufs - nombre d'oeufs", semble capable d'adapter certains paramètres de sa reproduction en fonction de l'évolution des conditions environnementales. La population de la lagune de Mauguio n'atteint pourtant pas la densité numérique des espèces sympatriques que sont *Pomatoschistus microps*, *Atherina boyeri* et *Syngnathus abaster* (Quignard *et al.*, 1989; Bouchereau *et al.*, 1990). Ses possibilités d'accroissement démographique seraient limitées par d'autres facteurs dont le principal est peut-être la pénurie en substrats propres à la nidification.

RÉFÉRENCES

BAGENAL T.B., 1969. - The relationship between food supply and fecundity in brown trout *Salmo trutta* L. *J. Fish Biol.*, 1: 167-182.

BAGENAL T.B., 1971. - The inter-relation of the size of fish eggs, the date of spawning and the production cycle. *J. Fish Biol.*, 3: 207-219.

BAGENAL T.B. & E. BRAUM, 1971. - Eggs and early history. *In*: Methods for Assessment of Fish Production in fresh Waters, pp. 165-201 (Ricker W.E., ed.). Blackwell Scient. Publ.

BLAXTER J.H.S. & G. HEMPEL, 1963. - The influence of egg size herring larvae (*Clupea harengus* L.). *J. Cons. Perm. int. Explor. Mar.*, 28: 211-240.

BLAXTER J.H.S. & J.R. HUNTER, 1982. - The biology of the clupeoid fishes. *Adv. mar. Biol.*, 20: 1-223.

BLUEWEISS L., FOX H., KUDZMA V., NAKASHIMA D., PETERS R. & S. SAMS, 1978. - Relationships between body size and some life history parameters. *Oecologia*, 37: 257-272.

BOUCHEREAU J.L., CAPAPE C., JOYEUX J.C., QUIGNARD J.P. & J.A. TOMASINI, 1990. - Les débarquements des pêches aux Cabanes de Perols en 1989 (lagune de Mauguio). Suivi qualitatif et quantitatif. Rapport Service Maritime et de Navigation du Languedoc-Roussillon: 84 pp.

BOUGIS P., 1974. - Ecologie du plancton marin: II. Le Zooplancton. 200 pp. Masson et Cie, Paris.

CLARKE T.A., 1987. - Fecundity and spawning frequency of the Hawaiian anchovy or nehu, *Encrasicholina purpurea*. *Fish Bull. U.S.*, 87: 127-138.

CLARKE T.A., 1989. - Seasonal differences in spawning, egg size and early developmental time of the Hawaiian anchovy or nehu, *Encrasicholina purpurea*. *Fish Bull. U.S.*, 87: 593-600.

COATES D., 1988. - Length-dependent changes in egg size and fecundity in females, and brooded embryo size in males of fork-tailed catfish (Pisces, Ariidae). *J. Fish Biol.*, 33: 455-464.

DAHL K., 1918. - Study of trout and trout water in Norway. *Salmon Trout Mag.*, 17: 58-79.

DAHL K., 1919. - Study of trout and trout water in Norway. *Salmon Trout Mag.*, 18: 16-33.

DE MARTINI E.E., 1991. - Annual variations in fecundity, egg size and the gonadal and somatic conditions of Queenfish *Seriphus politus* (Sciaenidae). *Fish Bull. U.S.*, 89: 9-18.

DUARTE C.M. & M. ALCARAZ, 1989. - To produce many small or few large eggs : a size-independent reproductive tactic of fish. *Oecologia*, 80: 401-404.

FISHELSON L., 1963. - Observations on littoral fishes of Israel: 1. Behaviour of *Blennius pavo* Risso (Teleostei, Blenniidae). *Israel J. Zool.*, 12: 67-80.

FOX P.J., 1978. - Preliminary observations on different reproductive strategies in the bullhead (*Cottus gobio* L.) in northern and southern England. *J. Fish Biol.*, 12: 5-11.

HEALEY M.C., 1971. - Gonad development and fecundity in the sand goby *Gobius minutus* Pallas. *Trans. am. Fish. Soc.*, 100(3): 520-526.

HENDERSON P.A., TURNPENNY A.W.H. & R.N. BAMBER, 1984. - Long term stability of a sand smelt (*Atherina presbyter* Cuvier) population subject to power station cropping. *J. appl. Ecol.*, 21: 1-10.

HESTER F.J., 1964. - Effects of food supply on fecundity in the female guppy *Lebistes reticulatus* (Peters). *J. Fish. Res. Bd Can.*, 21: 757-764.

HISLOP J.R.G., ROBB A.P. & J.A. GAULD, 1978. - Observations on effects of feeding level on growth and reproduction in haddock, *Melanogranurus aeglefinus* (L.) in captivity. *J. Fish Biol.*, 13: 277-289.

HISLOP J.R.G., 1984. - A comparison of the reproduction tactics and strategies of Cod, Haddock, Whiting and Norway Pont in the North Sea. *In*: Fish Reproduction, pp. 311-329 (Potts G.W. and R.J. Wootton, eds). Academic Press, London.

ILLITCH I.P. & K. KOTRSCHAL, 1990. - Depth distribution and abundance of northern adriatic littoral rocky reef Blennioid fishes (Blenniidae and Tripterygion). *Mar. Ecol.*, 11(4): 277-289.

KOPPEL V.H., 1988. - Habitat selection and space partitioning among mediterranean Blenniid species. *Mar. Ecol.*, 9: 329-346.

MAC GURH M.D., 1986. - Natural mortality of marine pelagic fish egg and larvae: role of spatial patchiness. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 34: 227-242.

MANN R.H.K., 1980. - The growth and reproductive strategy of the gudgeon *Cottus gobio* (L.) in two hard-water rivers in southern England. *J. Fish Biol.*, 17: 163-176.

MARGALEF R., 1958. - Temporal succession and spatial heterogeneity in phytoplankton. *In*: Perspective in marine Biology, pp. 323-349 (Buzzati & Traverso, eds). Univ. of California Press, Berkeley.

MARKLE D.F. & L.A. FROST, 1985. - Comparative biology, seasonality and a key to planktonic fish eggs from the Nova Scotian Shelf. *Can. J. Zool.*, 63: 246-257.

MARTOJA R. & M. MARTOJA, 1967. - Initiation aux Techniques de l'Histologie animale. 345 pp. Masson et Cie, Paris.

MILLER P.J., 1984. - The tokology of gobioid fishes. *In*: Fish Reproduction: Strategies and Tactics, pp. 119-153 (Potts G.W. & R.J. Wootton, eds). Academic Press, London.

MOOSLEITNER H., 1980. - Zentrale Laichstelle ermöglicht *Blennius pavo* (Blenniidae, Perciformes, Teleostei) die Besiedlung von Sandgrund. *Zool. Anz.*, 204(1-2): 82-88.

NELLBRING S., 1986. - A quantitative and experimental study of goby (*Pomatoschistus* spp.) nests on a shallow soft bottom. *Ophelia*, 25: 15-23.

PAPACONSTANTINOU C. A., 1979. - The secondary sex characteristics of the genus *Blennius* of the Mediterranean Sea (Pisces, Blenniidae). *Rapp. P. V. Réun. Comm. int. Explor. sci. Mer Méd.*, 25/26: 265- 287.

PAPITSCH M., PATZNER R.A. & H. ADAM, 1981. - Effects of photoperiod and temperature on gonadal maturation of *Blennius (Salaria) pavo* (Teleostei, Blenniidae). *Vie Milieu*, 31: 215-219.

PATZNER R.A., 1983. - The reproduction of *Blennius pavo* (Teleostei, Blenniidae): I. Ovarial cycle, environmental factors and feeding. *Helgol. Meeresunters.*, 36: 105-114.

PATZNER R.A., 1985. - The reproduction of *Blennius pavo* (Teleostei, Blenniidae): III. Fecundity. *Zool. Anz.*, 214(1-2): 1-6.

PATZNER R.A.,1985. - The Blennies (Pisces, Blennioidea) at marine biological station of Aurisna (Gulf of Trieste, Italy). *Nova Thalassia*, 7: 109-119.

PATZNER R.A., SEIWALD M., ADLCASSER M. & G. KAURIN, 1986. - The reproduction of *Blennius pavo* (Teleostei, Blenniidae): V. Reproductive behaviour in natural environment. *Zool. Anz.*, 216 (5-6): 338-350.

PODROSCHKO S., PATZNER R.A. & H. ADAM, 1985. - The reproduction of *Blennius pavo* (Teleostei, Blenniidae): IV. Seasonal variation in HSI, the liver glycogen value and histological aspect of the liver. *Zool. Anz.*, 215 (5-6): 265-273.

QUIGNARD J.P. & J. ZAOUALI, 1980. - Les lagunes périméditerranéennes. Bibliographie ichthyologique annotée. Première partie: les étangs français de Canet à Thau. *Bull. Off. natl. Pêches Tunis.*, 4(2): 293-360.

QUIGNARD J.P. & J. ZAOUALI, 1981. - Les lagunes périméditerranéennes. Bibliographie ichthyologique annotée. Première partie: les étangs français d'Ingril à Porto-Vecchio. *Bull. Off. natl. Pêches Tunis.*, 5(1): 41-96.

QUIGNARD J.P. & H. FARRUGIO, 1981. - Les pêcheries fixes lagunaires: caractéristiques et possibilités. *Pêche mar.*, 1238: 289-293.

QUIGNARD J.P., MAN-WAI R. & R. VIANET, 1984. - Les poissons de l'étang de Mauguio (Hérault, France) : inventaire, structure des peuplements, croissance et polymorphisme des tailles. *Vie Milieu*, 34(4): 173-184.

QUIGNARD J.P., BOUCHEREAU J.L., CAPAPE C., JOYEUX J.C. & J.A. TOMASINI, 1989. - Les débarquements des pêches aux Cabanes de Pérols (lagune de Mauguio), octobre 1985 - décembre 1988. Rapport Service Maritime et de Navigation du Languedoc-Roussillon: 62 pp.

REAY P.J., 1984. - Reproductive tactics: a non-event in aquaculture. *In*: Fish Reproduction, pp. 291-308 (Potts G.W. and R.J. Wootton, eds). Academic Press, London.

RIMMER R.A., 1985. - Reproductive cycle of the fresh-tail catfish *Arius graefei* Kner and Steindackmer (Pisces, Ariidae) from the Clarence River, New South Wales. *Aust. J. mar. Freshw. Res.*, 36: 23-32.

ROGERS S.I., 1989. - Seasonal variations in fecundity and egg size of the common goby, *Pomatoschistus microps*. *J. mar. Biol. Ass. U.K.*, 69: 535-543.

SUTHERLAND W.J., 1986. - Life history correlations and demography. *Nature*, 320: 88.

SVARDSON G., 1949. - Natural selection and egg number in fish. *Rep. Inst. Freshw. Res., Drottningholm*, 29: 115-122.

VOLLESTAD L.A. & J.H. L'ABEE-LUND, 1990. - Geographic variation in life-history strategy of female roach *Rutilus rutilus* (L.). *J. Fish Biol.*, 37: 853-864.

WALLACE J.C. & D. AASFORD, 1984. - An investigation of the consequences of egg size for the culture of Arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.). *J. Fish Biol.*, 24: 427-435.

WARE D.M., 1975. - Relation between egg size, growth and natural mortality of larval fish. *J. Fish. Res. Bd Can.*, 32: 2503-2512.

WARE D.M., 1977. - Spawning time and egg size of atlantic mackerel *Scomber scombrus* in relation to the plankton. *J. Fish. Res. Bd Can.*, 34: 2308-2315.

WEDDLE G.K. & B.M. BURR, 1991. - Fecundity and the dynamics of multiple spawning in darters: an in-stream study of *Etheostoma rafinesquei*. *Copeia*, 1991(2): 419-433.

WESTERNHAGEN H.V.,1983. - Observation on the reproductive and larval biology of *Blennius pavo* (Pisces, Teleostei). *Helgol. Meeresunters.*, 36: 323-335.
WOOTTON R.J., 1973. - The effect of size of food ration on egg production in the female, three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus*. *J. Fish Biol.*, 5: 89-96.
WOOTTON R.J., 1984. - A functional Biology of Sticklebacks. 265 pp. Croom Helm, London.
WOOTTON R.J., 1984. - Introduction : Tactics and strategies in fish reproduction. *In*: Fish Reproduction, pp. 1-12 (Potts G.W. and R.J. Wootton, eds). Academic Press, London.
ZANDER C.D., 1972. - Beitrage zur Okologie und Biologie von Blenniiden des Mittelmeeres. *Helgol. Meeresunters.*, 23: 193-231.
ZANDER C.D., 1975. - Secundary characteristics of Blennioid fishes (Perciformes). *Publ. Stat. zool. Napoli*, 39, suppl.: 717-727.
ZANDER C.D., 1986. - Blenniidae. *In*: Fishes of the Nord-eastern Atlantic and the Mediterranean, Vol. 3, pp. 1096-1112 (Whitehead P.J.L., Bauchot M.L., Hureau J.C., Nielsen J. & E. Tortonese, eds). UNESCO.

Reçu le 11.12.1992.
Accepté pour publication le 14.05.1993.